

С. Л. Самарский, В. Р. Передрий

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО РОСТА ЧАСТЕЙ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ

На рост организма влияет множество факторов, учесть которые практически невозможно. В связи с тем, что рост организма как целого определяется в первую очередь изменением его составных частей, изучение относительного роста отдельных его частей имеет большое теоретическое и практическое значение для познания как самого процесса роста, так и факторов, его определяющих.

Зоологические исследования показывают, что уравнение аллометрического роста

$$y = ax^b \quad (1)$$

довольно хорошо описывает связь между ростом различных органов и частей тела живых организмов. Связь между признаками изучалась с помощью уравнения (1) многими исследователями (Huxley, 1932; Шмальгаузен, 1935; Gould, 1966; Ищенко, 1967, 1969; Егоров, 1974; Алимов, Голиков, 1975 и др.). Однако существующая методика использования уравнения (1) для оценки относительного роста частей тела базируется на сравнении показателей степени b без учета коэффициента a .

Настоящая работа ставит своей целью показать, что показатель степени b не является самостоятельным критерием для оценки относительного роста частей тела или органов, а само уравнение (1) не может быть использовано для исследования изолированных весовых, возрастных, линейных и других групп животных. Кроме того, рассматривается методика определения относительного роста органов или частей животных в случаях, когда связь между ними выражена не только аналитически, но и эмпирически. В работе использованы статистические материалы, накопленные кафедрой зоологии Черкасского педагогического института в 1967—1976 гг. по двум видам — полчку (*Glis glis*) и мыши желтогорлой (*Apodemus flavicollis*). Зверьков отлавливали на территории Среднего Приднепровья (Черкасская, Полтавская и Кировоградская области). Беременные самки в исследование не включались.

В настоящее время изучение относительного роста частей тела проводят на основе показателя степени b , являющегося отношением удельных скоростей роста (Huxley, 1932).

$$b = \frac{dy}{y} \cdot \frac{x}{dx} = \frac{\Delta \lg y}{\Delta \lg x} \quad (2)$$

Иногда это отношение называют скоростью соотносительного роста (Ищенко, 1969) и даже скоростью роста (Егоров, 1974), хотя отношение двух удельных скоростей не может быть названо скоростью, т. к. b — величина безразмерная. Поэтому возникает необходимость в уточнении терминологии. Это следует сделать еще и потому, что в литературных источниках отсутствует однозначное определение скорости относительного роста.

Под скоростью относительного роста следует понимать прирост части тела (одного признака) по отношению к приросту всего организма (другого признака). Тогда скорость относительного роста выразится отношением $\omega = \frac{\Delta y}{\Delta x}$, или точнее

$$\omega = \frac{dy}{dx} \quad (3)$$

Строго говоря, это отношение тоже не является скоростью, т. к. под скоростью понимаются процессы, отнесенные ко времени. Однако во многих случаях такая терминология оказывается целесообразной и ею широко пользуются в технических науках.

Принято считать, что при $b > 1$ часть растет быстрее целого, индекс увеличивается, при $b < 1$ часть растет медленнее целого, индекс уменьшается (Егоров, 1974) или даже так: $b > 1$ — часть растет быстрее целого, $b < 1$ — часть растет медленнее целого (Мина, Клевезаль, 1976). Эти положения нуждаются в уточнении. Продифференцируем уравнение (1) и получим

$$\omega = \frac{dy}{dx} = abx^{b-1} \quad (4)$$

Действительно, при $b > 1$ индекс увеличивается, т. к. функция (4) нарастает ($\frac{d\omega}{dx} > 0$). Но это не значит, что часть растет быстрее целого. Для того чтобы y рос быстрее x , должно выполняться условие $\omega > 1$. Например, при увеличении ω от 0,7 до 0,9 индекс возрастает, но y пока еще растет медленнее x . Аналогичные рассуждения можно повторить для случая $b < 1$. Следовательно, часть растет быстрее целого при $\omega > 1$, медленнее целого при $\omega < 1$. Разумеется, выбор масштабов измерений должен производиться в строгом соответствии с основными единицами системы СИ.

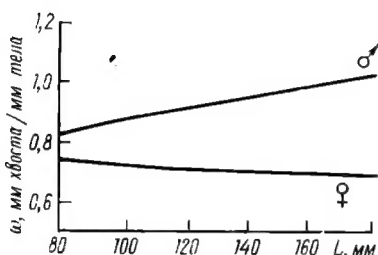


Рис. 1. Зависимость между длиной тела и скоростью относительного роста хвоста сони-полчка (уравнения аллометрического роста: ♂ — $l_{хв} = 0,2328L^{1,2426}$, $n=269$, ♀ — $l_{хв} = 0,9961L^{0,9461}$, $n=218$).

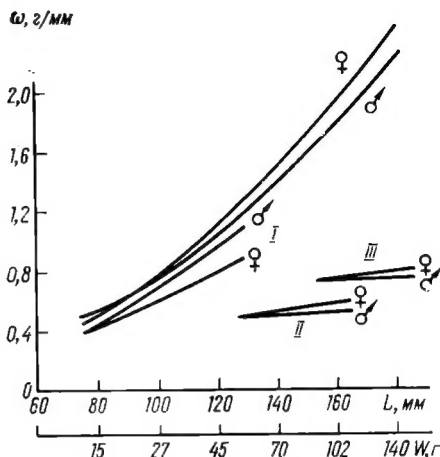


Рис. 2. Зависимость между длиной тела (весом) и скоростью относительного роста веса сони-полчка (уравнения аллометрического роста: ♂ — $W = 0,00004684L^{2,87}$, $n=275$, ♀ — $W = 0,00002571L^{3,0}$, $n=206$, I, II, III — условные весовые группы).

В качестве примера рассмотрим связь между длиной хвоста и длиной тела сони-полчка. Уравнения аллометрического роста $l_{хв} = aL^b$ по формуле (4) были пересчитаны на скорость относительного роста, результаты пересчета представлены на рис. 1. Из графика видно, что несмотря на то, что для самцов $b > 1$, скорость относительного роста их хвоста меньше 1 ($\omega < 1$), т. е. хвост растет медленнее, чем увеличивается длина тела (часть растет медленнее целого). Только при размерах тела $L > 170$ мм рост длины хвоста самцов начинает опережать увеличение длины тела. Таким образом, чтобы часть росла быстрее целого, одного условия $b > 1$ не всегда достаточно.

Известно, что отношение удельных скоростей роста (2) при соблюдении условия (1) в любой момент онтогенеза является величиной постоянной (Никлэй, 1932). Что касается скорости относительного роста ω , то она является величиной переменной и меняется по закону (4). Следовательно, показатель степени b не может служить критерием для оценки скорости относительного роста на отдельных этапах или в отдельных точках онтогенеза.

Уравнение относительного роста (4) устанавливает общность констант a и b , одновременно определяющих относительный рост частей тела животного. Ввиду того, что показатель b , как это видно из уравнения (4), сильно влияет на относительный рост, чем коэффициент a , его можно использовать как усредненный показатель относительного роста для онтогенеза в целом, хотя при этом нужно соблюдать определенную осмоторность. В связи с этим рассмотрим следующие примеры.

Из рис. 2 видно, что несмотря на то, что $b_{\text{♂}} < b_{\text{♀}}$, в начальной стадии онтогенеза $\omega_{\text{♂}} > \omega_{\text{♀}}$, и только при длинах тела $L > 100$ мм ($W > 27$ г) относительный рост веса у самок больше, чем у самцов. По расположению кривых можно заключить, что для всего онтогенеза в целом скорость относительного увеличения веса самок больше, чем самцов. Другая картина наблюдается на рис. 3, где приведены скорости относительного роста печени. Несмотря на то, что в уравнении $G_n = aW^b$ $b_{\text{♀}} > b_{\text{♂}}$, расположение кривых свидетельствует, что скорость относительного роста печени самок для всего онтогенеза меньше, чем у самцов. Объективно здесь можно заключить только одно: при весе тела $W < 90$ г $\omega_{\text{♂}} < \omega_{\text{♀}}$, при $W > 90$ г $\omega_{\text{♂}} < \omega_{\text{♀}}$. Таким образом, не только для

отдельных этапов, но и для всего онтогенеза в целом показатель степени b не всегда может служить критерием сравнительной оценки скоростей относительного роста.

В подавляющем большинстве случаев константы уравнения (1) вычисляются с целью оценки относительного роста отдельных частей тела. Это делается с помощью громоздкого метода наименьших квадратов, особенно трудоемкого при больших объ-

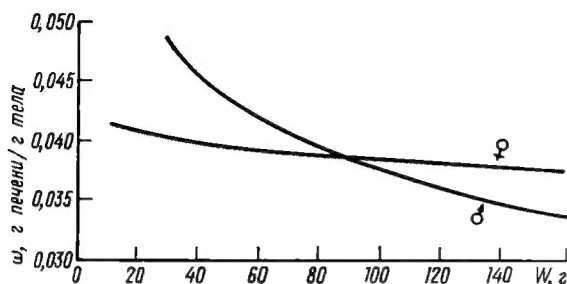


Рис. 3. Зависимость между весом тела и скоростью относительного роста печени месячных проб сони-полчка (уравнения аллометрического роста: ♂ июль, $G_n = 0.1254$, $W = 0.78818$, $n = 59$; ♀, август, $G_n = 0.04592$, $W = 0.97033$, $n = 35$).

емах выборки n . Между тем, скорость относительного роста можно получить без вычисления констант a и b . Для этого достаточно построить эмпирическую кривую $y = f(x)$ и графически ее продифференцировать. Кроме того, здесь может быть применен более точный способ — численное дифференцирование. В обоих случаях получим интересующую нас функцию $\omega = f(x)$. В связи с этим возникает вопрос, как велико расхождение между аналитической кривой (1) и эмпирической зависимостью $y = f(x)$.

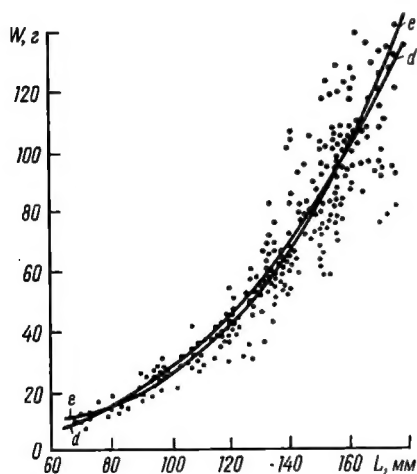


Рис. 4. Зависимость между весом и длиной тела самцов сони-полчка ($n = 275$, d — аналитическая, $W = 0.00004684$, $L = 2.87$, e — эмпирическая).

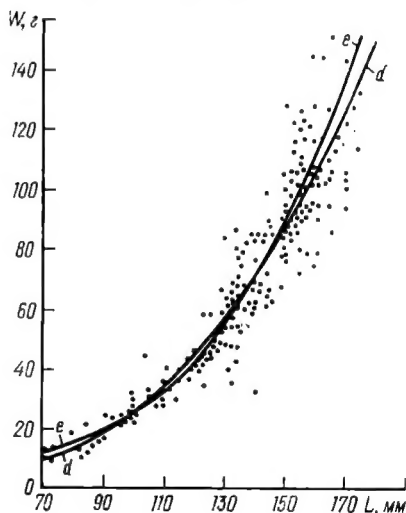


Рис. 5. Зависимость между весом и длиной тела самок сони-полчка ($n = 206$, d — аналитическая, $W = 0.00002571$, $L = 3.0$, e — эмпирическая).

На рис. 4 для самцов и на рис. 5 для самок сони-полчка нанесены точки W , L , которые образовали криволинейные полосы. Линии d являются параболой (1), вычисленными с помощью метода наименьших квадратов, а линии e являются эмпирическими и построены методом выравнивания эмпирических рядов — способа взвешенной скользящей средней. Такой же график без нанесения точек W , L для мыши желтоголовой представлена на рис. 6. Таким образом, кривые d являются параболой и их можно выразить аналитически уравнением (1), а кривые e аналитической записи не имеют, а если и имеют, то определить ее практически невозможно. Принципиальное различие между этими кривыми состоит в том, что на ход парабол d оказывает влияние совокупность всех точек, т. е. на ее отклонения, например, при малых W , L оказывают влияние все другие точки, в том числе и точки больших W , L , в то время когда

ход кривых e определяется только местным расположением точек W, L . В связи с этим можно даже предполагать, что эмпирическая кривая более точно описывает связь признаков, чем уравнение (1). Как и следовало ожидать, отклонение эмпирических зависимостей от аналитических оказалось незначительным.

Определенные нами графически по эмпирическим кривым скорости относительного роста веса самцов и самок сони-полчка и мышцы желтогорлой показали, что эти скорости незначительно отличаются от вычисленных аналитически. При этом для всех четырех случаев графический способ, дублированный методом численного дифференцирования,

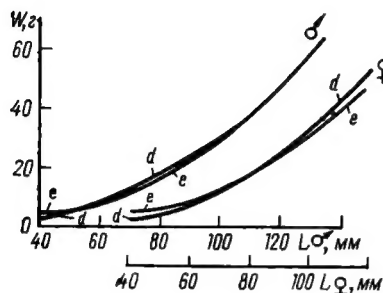


Рис. 6. Зависимость между весом и длиной тела самцов и самок мыши желтогорлой (d — аналитическая, e — $W=0,0002035, L=2,58, n=238$; $♀$ — $W=0,000120, L=2,71, (n=193)$; e — эмпирическая).

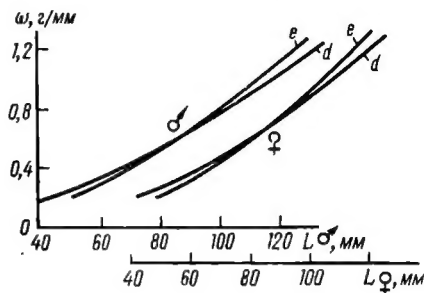


Рис. 7. Зависимость между длиной тела и скоростью относительного роста веса мышцы желтогорлой (d — определены аналитически по формуле (4); e — определены методом графического дифференцирования эмпирических кривых $W=f(L)$, изображенных на рис. 6 под индексом e).

по сравнению с аналитическим (формула 4) дает незначительное занижение ω в начале онтогенеза (рис. 7) и несколько завышенное в конце, что объясняется расхождениями аналитических и эмпирических кривых $y=f(x)$.

Всякие статистические или биометрические построения должны основываться на принципе рендомизации. Между тем, некоторые исследователи (Егоров, 1974 и др.) скорость относительного роста определяют путем проведения регрессионного анализа нерендомизованных блоков. К числу таких блоков принадлежат весовые группы. Поэтому этот вопрос заслуживает подробного рассмотрения. Весовые группы не относятся к числу рендомизованных блоков потому, что они составляются не на случайной основе, а на сознательном отборе данных по одному из исследуемых параметров — по весу. Примером рендомизованных блоков могут служить месячные пробы, где отбор исходных данных производится не по исследуемым признакам, а по принципу случайного отлова в данном месяце.

Таким образом, регрессионный анализ применим к сезонным, месячным и им подобным пробам и неприемлем для весовых, возрастных, линейных и других групп. Для того чтобы показать, к каким ошибкам может привести нарушение принципа рендомизации при решении задач, связанных с определением скорости относительного роста, рассмотрим следующий пример.

Весь размах варьирования по весу сони-полчка был разбит на три примерно одинаковых участка и для каждого из них вычислены коэффициенты регрессии. Получены уравнения: самцы I $W=0,00005990, L=2,81$, II $W=0,03707, L=1,53$, III $W=0,17390, L=1,29$; самки I $W=0,0002697, L=2,48$, II $W=0,01462, L=1,73$, III $W=0,10888, L=1,38$. Обратим внимание, что конец параболы ($W=aL^b$); не совпадает с началом отрезка ($W=aL^b$) _{$i+1$} . Вследствие этого аппроксимация процесса роста из непрерывной превращается в дискретную с разрывами на границах групп.

Сравнивая константы уравнений для групп с константами уравнений, вычисленными для полного размаха варьирования (см. подпись к рис. 2), замечаем, что они значительно отличаются. Существо дела не изменится, если полные размахи варьирования разбить в точном соответствии с весовыми группами или если исследователь решит, что его животное имеет не 3, а 4 или 2 весовые группы. Произойдет перераспределение коэффициентов регрессии в соответствии с изменением групповых размахов варьирования.

Другими словами, изменение констант групповых уравнений (1) при перемещении границ групп будет определяться не биологическими законами роста, а действиями исследователя.

Полученные уравнения условных весовых групп были пересчитаны на скорости относительного роста по формуле (4). Результаты пересчета нанесены на основной гра-

фик (рис. 2). При чтении графика обнаруживается: 1. Дискретность относительного роста на границах групп. 2. Большое расхождение между ω , определенными для всего размаха варьирования, и для ω в группах. 3. Для всех трех весовых групп имеем сомнительное $\omega < 1$.

Итак, на графике (рис. 2) показаны результаты двух методик определения относительного роста по одним и тем же исходным данным. Ввиду того, что результаты значительно отличаются, одна из методик неверна. Едва ли можно сомневаться в том, что ошибочный результат получен при нарушении принципа рендомизации.

Скорость относительного роста для любой весовой группы, любого этапа онтогенеза и даже для любой его точки легко определяется по графику, вычисленному для полного размаха варьирования. Например, из графика (рис. 2) видно, что скорость относительного увеличения ω сони-полчка меняется в значительных пределах от 0,4 до 2,4 г/мм. В начале онтогенеза $\omega < 1$. Это значит, что рост в длину опережает увеличение веса. При $L=100$ мм ($W=27$ г) ω достигает 1, когда увеличение длины тела на 1 мм дает прирост веса 1 г. При дальнейшем росте животного ω становится больше 1, что указывает на замедление роста в длину по сравнению с увеличением веса. При предельных значениях W , L $\omega=2,4$ г/мм, т. е. увеличение длины тела на 1 мм соответствует увеличению веса на 2,4 г. Из графика видно также, что молодые самки в длину растут быстрее молодых самцов. У взрослых зверьков картина меняется — самки набирают вес интенсивнее, чем самцы, хотя разница в величинах ω самцов и самок невелика. Аналогичный анализ можно провести для роста хвоста (рис. 1) и печени (рис. 3).

Выводы

1. Показатель степени b в уравнении $y=ax^b$ самостоятельно не определяет скорости относительного роста отдельных частей тела животных. Она определяется обеими константами (a и b) и меняется в процессе онтогенеза по закону $\omega=abx^{b-1}$.

2. Применение регрессионного анализа к весовым и другим группам животных неправомерно, т. к. связано с отступлением от принципа рендомизации, вследствие чего приносит дезинформацию.

3. При исследовании относительного роста константы уравнения $y=ax^b$ можно не вычислять. Применением графического или численного (табличного) дифференцирования эмпирических кривых $y=f(x)$ можно получить достаточно точное изменение относительного роста в онтогенезе.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., Голиков А. Н. Некоторые закономерности соотношения между размерами и весом у моллюсков. — Зоол. журн., 1975, 43, вып. 4, с. 517—530.
Егоров Ю. Е. Аллометрия и метод индексов в систематике и морфологии. — Зоол. журн., 1974, 53, вып. 5, с. 684—691.
Ищенко В. Г. Внутрипопуляционная изменчивость аллометрических показателей у водяной полевки. — Труды МОИП, отд. биол. Уральского отделения, 1967, вып. 25, с. 31—37.
Ищенко В. Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных. — Труды ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1969, вып. 71, с. 8—15.
Мина Н. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., «Наука», 1976, 291 с.
Шмалгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. В кн.: Рост животных, М., Биомедгиз, 1935, с. 8—60.
Gould S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. — Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc. 1966, 41, 4, p. 587—640.
Huxley J. S. Problems of relative growth. London, 1932, 275 p.

Черкасский пединститут

Поступила в редакцию
21.V 1976 г.

S. L. Samarskiĭ, V. R. Peredriĭ

ON THE METHODS FOR DETERMINING
A RELATIVE GROWTH OF THE ANIMAL BODY PARTS

Summary

A formula is suggested to recalculate the equation $y=ax^b$ for the rate of a relative growth of certain parts or organs of the animal body. It is shown how a relative growth changes during ontogenesis. Rightfulness of the allometric growth equation application to the weight groups of animals is disputable. Analytical and empirical functions of $y=f(x)$ are compared and methods are suggested to calculate the relative growth rates from empiric curves.

Pedagogical Institute,
Cherkassy

УДК 598.2:591.471.374:616—089

Л. П. Осинский, В. С. Таран

О МЕТОДИКЕ ЧАСТИЧНОЙ АМПУТАЦИИ КИСТИ У ПТИЦ

Сохранение и широкий показ многообразия животного мира является одной из основных задач заповедников и зоопарков. Эта задача наилучшим образом решается при приближении условий содержания животных к естественным, т. е. при свободном их содержании. Однако в этих условиях дикie птицы могут улетать. Поэтому для сохранения и воспроизводства ценных и редких видов птиц на территориях заповедников, зоопарков и зооугодков давно применяются различные способы ограничения их летательных способностей, однако это всегда делалось с нарушением их биологии и естественного внешнего вида. Самым распространенным способом является ампутация части крыла. Исходя из того, что второстепенные маховые перья сосредоточены в области предплечья, а первостепенные — в кисти и что первые из них участвуют в образовании подъемной силы, а вторые — создают тягу (Гладков, 1949; Шестакова, 1971 и др.), производилась ампутация кисти с первостепенными маховыми перьями, лишавшая птицу возможности подниматься в воздух. При этом ампутировался либо III палец по суставу I фаланги, либо вся кисть в области запястья. Существенным недостатком таких операций является деформация крыла и потеря естественной красоты птицы: при ампутации III пальца остаются сравнительно длинные кости пясти; при ампутации всей кисти крыло превращается в «обрубок», а при ампутации по запястному суставу — нарушается целостность сухожилий мышцы и крыло свисает.

В ветеринарной энциклопедии (1968 т. I, с. 195) описана лишь одна методика ампутации крыла, согласно которой непосредственно дистальнее запястного сустава отделяется пясть с III пальцем и культя прижигается термокаутером.

Многократное использование этой методики убедило нас в том, что ее можно применять только на мелких птицах. Для крупных же видов (фламинго, журавль антигона, венценосный журавль, представителей некоторых веслоногих, голенастых, гусиных, хищных и др.) эта методика неприемлема из-за сильного кровотечения из сравнительно крупных кровеносных сосудов кисти.

С целью разработки новой методики ампутации кисти мы провели предварительное изучение основных артериальных магистралей области предплечья и кисти путем инъекции сосудов рентгеноконтрастной массой с последующей ангиографией и препарированием. Необходимость такого исследования диктовалась тем, что в литературе, посвященной кровеносной системе птиц, имеются лишь разрозненные сведения об артериях крыла (Gadow, Selenka, 1891; Stresemann, 1927; Ellenberger, Baum, 1943; Чулков, 1941; Дягилева, 1953; Kolda, Komarek, 1958; Westpfahl, 1961; Корнийчук, 1968, 1970 и др.). Кроме того, данные о характере ветвления артерий крыла птиц нередко противоречивы.

По данным наших исследований основные артериальные магистрали области предплечья и кисти птиц можно представить следующим образом. У всех птиц главной артерией крыла является плечевая артерия (a. brachialis), которая разделяется на два